南京地区外来植物一年蓬上访花昆虫的多样性及其访花选择性的影响因素分析

宋海天，李保平，孟 玲*
(南京农业大学植物保护学院，农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室，南京 210095)

摘要：为揭示外来植物一年蓬 *Erigeron annuus* 上的本土访花昆虫多样性和影响访花行为的因素，本研究在南京郊区进行了连续 2 年的野外调查，采用跨栏模型分析了环境因素如何影响昆虫的访花选择性，即接受概率（测度是否接受一年蓬花）和访问频数（测度接受一年蓬花的程度）。调查发现，访问一年蓬花的昆虫共计 9 目 54 科 145 种，其中，科丰富度占优势的是膜翅目、鳞翅目和鞘翅目（均占总科数的 20.75%），其次是双翅目（18.87%）和半翅目（13.21%）；物种丰富度占优势的是双翅目（26.39%），其次是膜翅目（18.75%）、半翅目（18.75%）、鞘翅目（17.36%）和鳞翅目（15.38%）。多数目的物种丰富度在 6 - 7 月最高，9 月最低，仅双翅目（食蚜蝇为主）在 5 月最高。运用跨栏模型对物种优势度最大的半翅目、膜翅目和双翅目等的访花个体数量及其影响因素的分析结果表明：影响半翅目和膜翅目对一年蓬花访问倾向（接受概率）的因素多于影响其访问频数的因素，由此预测这些访花昆虫可能参考较多因素做出是否接受一年蓬花，而依据较少线索做出访问程度的访花行为决策；一年蓬植株密度影响半翅目和膜翅目昆虫的接受概率，而花密度影响半翅目和双翅目昆虫的接受概率和访问频数，说明靶标植物花的特性可能对访花昆虫的访花行为决策起主要作用。

关键词：外来植物；一年蓬；访花昆虫；访花偏好；跨栏模型
中图分类号：Q968.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2013)03-0293-06

Flower-visiting insect diversity of the alien plant *Erigeron annuus* (Asteraceae) in Nanjing, southeastern China and an analysis of factors influencing their foraging preference

SONG Hai-Tian, LI Bao-Ping, MENG Ling* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests of Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: To investigate the diversity of native insects visiting flowers of the alien plant *Erigeron annuus* (Asteraceae) and factors affecting flower-visiting preferences, a two-year field survey using a random sampling method was undertaken in the suburb of Nanjing, southeastern China, and the hurdle model was used to analyze environmental factors that influence foraging for and selection of flowers by estimating the acceptance probability (measuring whether the visitation happens or not) and the visit frequency (measuring the extent of visits if the visitation happens). The survey uncovered 145 species from 54 families in nine insect orders, among which Hymenoptera, Lepidoptera and Coleoptera were rich in number of families each accounting for 20.75% of all families, respectively, followed by Diptera (18.87%) and Hemiptera (13.21%). Diptera was the highest in species richness accounting for 26.39% of all species, followed by Hymenoptera (18.75%), Coleoptera (17.36%), and Lepidoptera (15.38%), respectively. The species richness of most insect orders was higher in June and July and less in September, with the exception of Diptera which had higher species richness in May. The analysis of the influence of environmental factors on the acceptance probability and the visit frequency of the three most dominant insect orders, *i. e.*, Hemiptera, Diptera and Hymenoptera, using the hurdle model showed that the factors affecting the tendency of hemipterans and hymenopterans to accept *E. annuus* flowers were more than those influencing their visit frequency, suggesting that in these insects multiple

基金项目：国家重点基础研究发展规划项目(2009CB119200)；国家大学生创新性实验计划项目(101030706)
作者简介：宋海天，男，1989 年生，福建闽侯人，博士研究生，研究方向为昆虫多样性与生物防治，E-mail: 2012202026@njau.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: ml@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2012-09-11；接受日期 Accepted: 2013-01-24

environmental clues may be required to make a behavioral decision for the acceptance of the flower but fewer factors for the visitation extent of the flower. Plant density influenced the acceptance probability of hemipterans and hymenopterans, while flower density affected the acceptance probability and the visit frequency of hemipterans and dipterans, suggesting that characteristics of *E. annuus* flowers may play an important role in the visiting behavioral decision in these groups of native insects.

Key words: Alien plant; *Erigeron annuus*; flower-visiting insects; flower preference; hurdle model

近年来的研究发现，外来植物吸引本土传粉昆虫会导致本土近缘植物结实率下降，从而增强外来植物的入侵性(Almasi, 2000; Chitka and Schurkens, 2001; Jakobsson *et al.*, 2008)，由此推测花可能成为这些外来植物入侵的前沿(Ghazoul, 2002)。实际上，除了传粉昆虫外，本土其他访花昆虫亦与外来植物存在着一定程度的关联(Strong *et al.*, 1984)。

一年蓬 *Erigeron annuus* 原产于北美洲(Bennington and Stratton, 1998)，于 1886 年传入我国上海，现已遍布除新疆、内蒙古、宁夏、海南以外的全国各地(李振宇和谢炎, 2002)，王瑞等(2010)模拟预测其潜在分布区可能更大。一年蓬具有发生量大、蔓延迅速的特点，常危害麦类、果树、桑和茶等作物，并侵占非农作物环境，排挤本土植物，降低植物多样性(李振宇和谢炎, 2002; 刘婷婷等, 2010)。迄今为止，尚未见有关一年蓬上访花昆虫的研究报道。对此，本研究通过 2 年的调查对以下问题进行研究：1)哪些本土昆虫访问外来植物一年蓬花? 2)哪些因素影响昆虫对一年蓬花的访问?

1 材料与方法

1.1 样区环境和调查方法

样区自然环境：在南京市东郊(紫金山)和南郊(牛首山)各选 1 个保存较好的样区作为南京市郊自然生态环境的代表。紫金山总面积 3 008.8 hm^2，最高峰海拔 449 m。一年蓬在南坡人工干扰环境下分布较多，长势整齐，常连接成片，北坡分布较零散。牛首山总面积 575 hm^2，主峰海拔 242.9 m，一年蓬在南、北坡的分布格局与紫金山相似。

抽样调查方法：抽样于 2011 - 2012 年的 5 - 10 月间一年蓬开花期进行，紫金山每周调查 1 次，牛首山每 2 周调查 1 次。共选择 16 个样地，分布于以下 4 类小生境中：1)池塘边，周围 10 m 内有溪流或池塘; 2)路边，周围 10 m 内有人行道; 3)林下，在灌木或树下; 4)开阔地，周围 10 m 内空旷。其中 11 个样地分布在紫金山南坡中、下部(池塘边 2 个，林下 3 个，路边 3 个，开阔地 3 个)，其余 5 个样地分布在牛首山南坡中部(池塘边 1 个，林下 1 个，路边 2 个，开阔地 1 个)。

在调查时根据样地形状沿“Z”形(样地宽 $<$ 5 m)或对角线(样地宽 $>$ 5 m)抽样，仅在样地中位于盛花期($>50\%$ 的植株开花)的部分选取 5 ~ 12 个样方(根据样地大小而定，平均每 5 ~ 6 m^2 选取 1 个样方)，每个样方面积 1 m^2，样方间距约 4 m; 观察记录瞬间停留在样方内花上的昆虫，观察结束后立即用捕虫网采集访花昆虫带回室内; 同时记录以下可能影响昆虫访花选择的生物和非生物因素：时间(周)、花密度(花/枝，以主茎分支为单位)、植物斑块大小、植株密度(株数/m^2)、天气(晴或阴)以及小生境类型。在鉴定标本中如难以鉴定到物种，就根据外部形态确定为形态种，计入物种数统计，虽然这样可能会影响物种丰富度统计的准确性，但对于本研究所重点关注的因素分析影响很小。

1.2 数据分析

在拟合模型中，首先将样区作为属性变量与其他变量一起建立饱和模型，然后运用 Akaike 信息准则(AIC)比较样区变量存在与否的模型简约性，如果没有样区变量并不显著影响模型的拟合度，就去除样区变量，从而提高模型拟合的功效。用跨栏模型(hurdle model)拟合各因素对访花昆虫数量的影响，跨栏模型是针对数据中 0 值过多而建立，主要用于抽样调查数据的分析(Cunningham and Lindenmayer, 2005; Martin *et al.*, 2005; 曹振军等, 2011)，其主要优点是模型拟合与变量解释分别进行，同时也有利于计算(Zurr *et al.*, 2009)。该模型拟合包含两部分：对零值与非零值进行基于负二项分布型的 logistic 回归模型拟合，旨在找出影响访花昆虫“接受概率”的因素; 对非零值数据进行基于普松分布的截断计数模型(对数线性模型)拟合，旨在找出影响“访问频数”(代表接受程度)的因素。数据分析用 R 统计软件的 pscl 功能包(R Development

Core Team，2012）

2　结果与分析

2.1　一年蓬上访花昆虫的丰富度

访问一年蓬花的昆虫共 9 目 54 科 145 种(图 1)，其中，科丰富度占优势的是膜翅目、鳞翅目和鞘翅目(均占总科数的 20.75%)，其次是双翅目(18.87%)和半翅目(13.21%)；物种丰富度占优势的是双翅目(26.39%)，其次是膜翅目(18.75%)、半翅目(18.75%)、鞘翅目(17.36%)和鳞翅目(15.38%)。从以上各目物种丰富度的季节变化格局看，6 – 7 月多数类群的物种丰富度最大，只有双翅目在 5 月份最大；半翅目物种丰富度的季节波动较大，各类群的物种丰富度在 9 月最低，然后略有上升(图 2)。

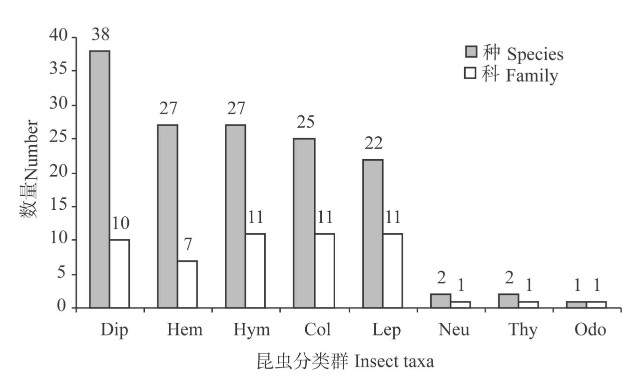


图 1　一年蓬上访花不同目昆虫的科和物种丰富度

Fig. 1　Family and species richness of different insect orders visiting *Erigeron annuus* flowers

柱上数据为科或物种数量 The number above columns is the number of families or species. Col：鞘翅目 Coleoptera；Dip：双翅目 Diptera；Hem：半翅目 Hemiptera；Hym：膜翅目 Hymenoptera；Lep：鳞翅目 Lepidoptera；Neu：脉翅目 Neuroptera；Odo：蜻蜓目 Odonata；Thy：缨翅目 Thysanoptera.

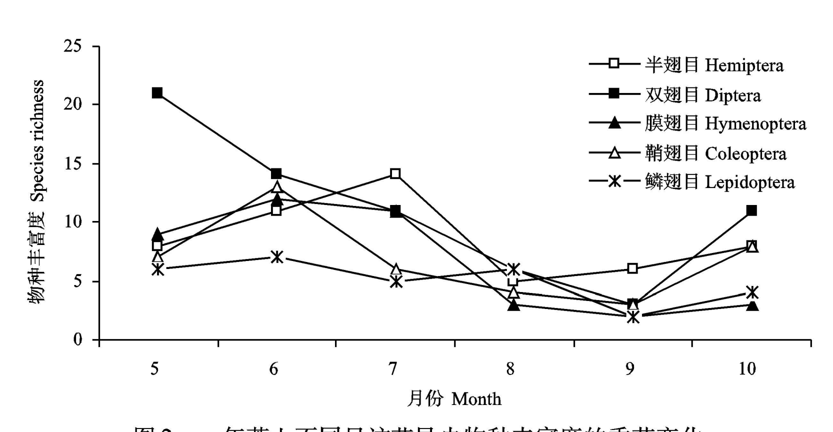


图 2　一年蓬上不同目访花昆虫物种丰富度的季节变化

Fig. 2　Seasonal variation in species richness of different insect orders visiting *Erigeron annuus* flowers

2.2　一年蓬上优势昆虫类群的访花选择性及其影响因素

根据各目物种数量所占比例(优势度)，分析优势度最大(比例 > 18%)的 3 个目昆虫访花选择性及其影响因素。

2.2.1　半翅目：小长蝽 *Nysius ericae* 个体数量占半翅目总个体数量的 80.9%，为优势种。跨栏模型拟合结果表明，影响半翅目昆虫对一年蓬花接受概率的因素是花密度、季节、天气、植株密度和生境类型等；与林下生境相比，对其他小生境的接受概率均显著降低；多云天气下的接受概率显著大于晴天，接受概率随花密度和植株密度的增大以及季节推进而提高(表 1)。影响访问频数的因素只有花密度，访问频数随花密度增大而增加(图 3)。

2.2.2　膜翅目：在访花膜翅目中蜜蜂总科个体数量占优。跨栏模型拟合结果表明，影响接受概率的因素是天气和植株密度，接受概率在多云天大于晴天，随植株密度增大而提高(表 2)。而影响访问频数的因素只有植物斑块大小，访问频数随斑块增大而增加(图 4)。

2.2.3　双翅目：在双翅目中，食蚜蝇为优势类群(24 种)。跨栏模型拟合结果表明，影响双翅目昆虫接受概率和访问频数的因素均为花密度、季节和天气(表 3)；接受概率随花密度增大而提高，在多云天气条件下小于晴天条件下，随季节推进而降低；访问频数随季节推进而减少，晴天条件下大于阴天下，访问频数随花密度增大而增加(图 5)。

表 1　拟合环境因素影响半翅目接受概率和访问频数的跨栏模型参数估计值

Table 1　Parameter estimates of hurdle model fitting the influence of environmental factors on the acceptance probability and visit frequency of hemipterans

变量[1] Variable[1]	零跨栏模型(logistic 模型) Zero hurdle model (logistic model)			截断计数模型(对数线性模型) Truncated count model (log-linear model)		
	发生比率比[2] Odd ratio[2]	95%置信域 95% CI	*P*	估计值的反对数 Exp (estimate)	95%置信域 95% CI	*P*
截距 Intercept	0.10	0.06 – 0.17	<0.001	0.49	0.35 – 0.68	<0.001
花密度 Flower density	1.31	1.24 – 1.39	<0.001	1.17	1.12 – 1.21	<0.001
时间 Time	1.07	1.04 – 1.11	<0.001			
生境类型(空旷环境) Habitat type (open habitat)	0.62	0.45 – 0.87	0.004			
生境类型(池塘边) Habitat type (near pond)	0.31	0.16 – 0.61	<0.001			
生境类型(路边) Habitat type (roadside)	0.54	0.38 – 0.78	0.001			
天气(多云) Weather (cloudy)	1.82	1.40 – 2.37	<0.001			
植株密度 Plant density	1.04	1.01 – 1.07	0.007			

[1]仅列出具有显著影响的变量；在属性自变量中，林下生境和晴天天气分别作为参照类型与其他类型进行比较。[2]发生比率比为不同处理之间访花与不访花概率的比值之比(0～∞)，用于比较不同条件下发生访花的倾向，数值等于 1 说明不同种条件下发生访花的倾向相等。表 2 和 3 同。[1] Only covariates having significant effects were listed. The habitat ‘under tree’ and weather ‘fine’ were used as the baseline for comparison with other categories, respectively. [2] Odd ratio is the odds of visiting flowers under one condition divided by the odds of visiting flowers under another condition, being one indicating that the tendency of visiting flowers is same between conditions. The same for Tables 2 and 3.

表 2　拟合环境因素影响膜翅目接受概率和访问频数的跨栏模型参数估计值

Table 2　Parameter estimates of hurdle model fitting the influence of environmental factors on the acceptance probability and visit frequency of hymenopterans

变量[1] Variable[1]	零跨栏模型(logistic 模型) Zero hurdle model (logistic model)			截断计数模型(对数线性模型) Truncated count model (log-linear model)		
	发生比率比[2] Odd ratio[2]	95%置信域 95% CI	*P*	估计值的反对数 Exp (estimate)	95%置信域 95% CI	*P*
截距 Intercept	0.05	0.03 – 0.07	<0.001	0.00	0.00 – ∞	0.91
植物斑块大小 Plant patch size				1.01	1.00 – 1.01	0.01
天气(多云) Weather (cloudy)	1.53	1.04 – 2.27	0.03			
植株密度 Plant density	1.05	1.01 – 1.10	0.02			

表 3　拟合环境因素影响双翅目接受概率和访问频数的跨栏模型参数估计值

Table 3　Parameter estimates of hurdle model fitting the influence of environmental factors on the acceptance probability and visit frequency of dipterans

变量[1] Variable[1]	零跨栏模型(logistic 模型) Zero hurdle model (logistic model)			截断计数模型(对数线性模型) Truncated count model (log-linear model)		
	发生比率比[2] Odd ratio[2]	95%置信域 95% CI	*P*	估计值的反对数 Exp (estimate)	95%置信域 95% CI	*P*
截距 Intercept	0.20	0.13 – 0.30	<0.001	0.12	0.05 – 0.30	<0.001
花密度 Flower density	1.22	1.14 – 1.31	<0.001	1.30	1.11 – 1.53	0.001
时间 Time	0.84	0.80 – 0.88	<0.001	0.89	0.81 – 0.96	0.01
天气(多云) Weather (cloudy)	0.44	0.29 – 0.67	<0.001	0.10	0.01 – 0.81	0.03

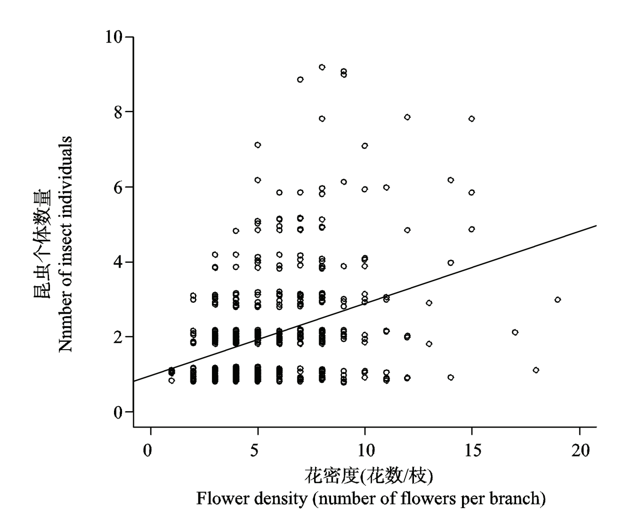


图 3　半翅目昆虫对一年蓬花的访问频数与花密度的关系

Fig. 3　Relationship between visit frequency of hemipterans and flower density of *Erigeron annuus*

作图时为避免数据点重叠，使用颤抖方法。为与跨栏模型中的对数线性模型拟合一致，不包含 0 值。图 4 和 5 同。Jitter technique was used in graphing to avoid overlapping of observation points. Zero values are not included so as to be in line with the log-linear model fit in the hurdle model. The same for Figs. 4 and 5.

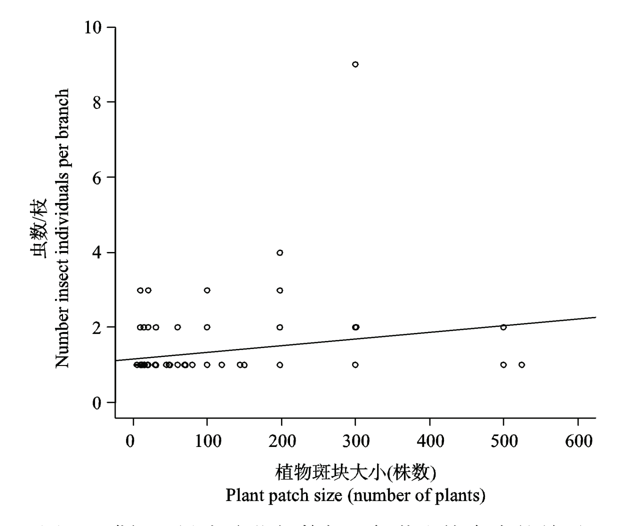


图 4　膜翅目昆虫访花频数与一年蓬斑块大小的关系

Fig. 4　Relationship between visit frequency of hymenopterans and patch size of *Erigeron annuus*

3　讨论

本研究在南京及其周边地区的调查发现，有 9 目 54 科 145 种昆虫不同程度地访问一年蓬花，其中双翅目、膜翅目、半翅目、鞘翅目和鳞翅目的科和物种数量占优。这些目通常是传粉昆虫种类丰富的类群（龚燕兵和黄双全，2007），说明外来植物一年蓬已经成为本土主要传粉昆虫类群的访花目标植

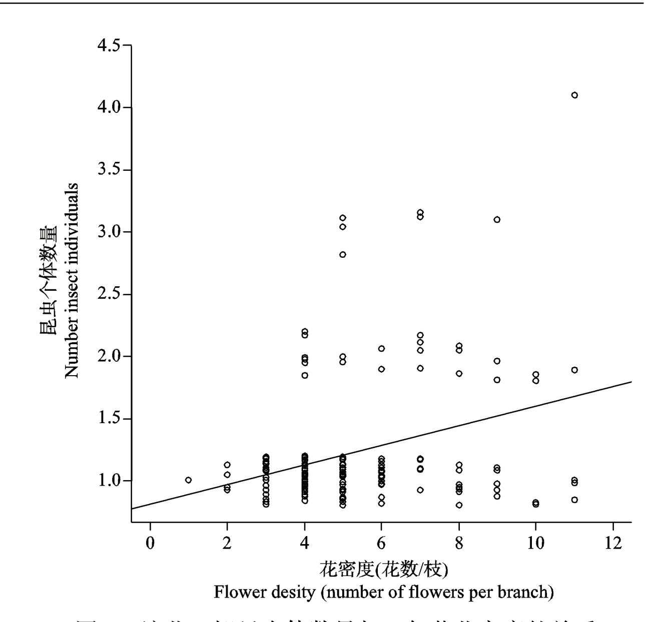


图 5　访花双翅目个体数量与一年蓬花密度的关系

Fig. 5　Relationship between visit frequency of dipterans and flower density of *Erigeron annuus*

物。这是否影响这些传粉昆虫对本土植物的传粉尚待进一步研究。

本研究表明，影响半翅目和膜翅目对一年蓬花访问倾向（接受概率）的因素多于访问频数的因素。据此推测，访花昆虫参考较多因素做出是否接受一年蓬花，而依据较少线索做出访问程度的访花行为决策。这与植食性昆虫搜寻和选择寄主植物的特性是一致的（Bernays and Chapman，1994）。从具体影响因素看，一年蓬植株密度影响半翅目和膜翅目昆虫的接受概率，而花密度影响半翅目和双翅目昆虫的接受概率和访问频数，说明靶标植物花的特性对访花昆虫的访花行为决策起主要作用。该结论与对传粉昆虫访花行为的大量研究是一致的，这些研究发现，开花植物密度或花密度影响传粉昆虫的访花频数或物种组成（Ghazoul，2005；Feldman，2006；Dauber *et al*.，2010），其影响范围主要表现在样地或斑块尺度水平上（Essenberg，2012b），但花密度与昆虫访花频率间不一定存在简单的线性关系（Essenberg，2012a）。结合分析本研究对访花昆虫以及前人对传粉昆虫的访花行为研究，可以做出如下推测：不仅访花的传粉昆虫，而且访花的其他昆虫也利用植物花的特征（颜色、气味、密度等）作为搜寻和选择靶标植物的主要线索。

致谢　南京农业大学胡春林和孙长海帮助鉴定部分昆虫，李新华帮助鉴定植物，缪媛媛参与调查，审稿专家提出建设性修改意见，谨此致谢。

参考文献(References)

Almasi KN, 2000. A non-native perennial invades a native forest. *Biological Invasions*, 2: 219 – 230.

Bennington CC, Stratton DA, 1998. Field tests of density- and frequency-dependent selection in *Erigeron annuus*. *American Journal of Botany*, 85: 540 – 545.

Bernays EA, Chapman RF, 1994. Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. Chapman & Hall, New York. 95 – 165.

Cao ZJ, Meng L, Li BP, 2011. Oviposition selection of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae) on common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in the field. *Acta Entomologica Sinica*, 54 (11): 1297 – 1304. [曹振军, 孟玲, 李保平, 2011. 野外条件下广聚萤叶甲对豚草的产卵选择. 昆虫学报, 54(11): 1297 – 1304]

Chitka L, Schurkens S, 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature*, 411: 653.

Cunningham RB, Lindenmayer DB, 2005. Modeling count data of rare species: some statistical issues. *Ecology*, 86(5): 1135 – 1142.

Dauber J, Biesmeijer JC, Gabriel D, Kunin WE, Lamborn E, Meyer B, Nielsen A, Potts SG, Roberts SPM, Sõber V, Settele J, Steffan-Dewenter I, Stout JC, Teder T, Tscheulin T, Vivarelli D, Petanidou T, 2010. Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. *J. Ecol.*, 98: 188 – 196.

Essenberg CJ, 2012a. Explaining variation in the effect of floral density on pollinator visitation. *Am. Nat.*, 180(2): 153 – 166.

Essenberg CJ, 2012b. Scale-dependent shifts in the species composition of flower visitors with changing floral density. *Oecologia*, 171(1): 187 – 196.

Feldman TS, 2006. Pollinator aggregative and functional responses to flower density: does pollinator response to patches of plants accelerate at low-densities? *Oikos*, 115: 128 – 140.

Ghazoul J, 2002. Flowers at the front line of invasion? *Ecol. Entomol.*, 27: 638 – 640.

Ghazoul J, 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 80: 413 – 443.

Gong YB, Huang SQ, 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects. *Biodiversity Science*, 15 (6): 576 – 583. [龚燕兵, 黄双全, 2007. 传粉昆虫行为的研究方法探讨. 生物多样性, 15 : 576 – 583]

Jakobsson A, Padron B, Traveset A, 2008. Pollen transfer from invasive *Carpobrotus* spp. to natives – a study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biological Conservation*, 141: 136 – 145.

Li ZY, Xie Y, 2002. Invasive Alien Species in China. China Forestry Publishing House, Beijing. 162. [李振宇, 解焱, 2002. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社. 162]

Liu TT, Zhang HJ, Wang XL, Wu L, 2010. Influence of alien invasive specie *Erigeron annuus* on biodiversity in region of Wuling Mountain. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 46 (3): 365 – 370. [刘婷婷, 张洪军, 王晓磊, 吴琳, 2010. 外来入侵植物一年蓬对雾灵山生物多样性的影响. 北京大学学报(自然科学版), 46(3): 365 – 370]

Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, Tyre AJ, Possingham HP, 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters*, 8: 1235 – 1246.

R Development Core Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/.

Strong DR, Lawton H, Southwood SR, 1984. Insects on Plants, Community Patterns and Mechanisms. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 76 – 110.

Wang R, Wang YZ, Wan FH, 2010. Spatiotemporal expansion pattern and potential spread of invasive alien plant *Erigeron annuus* (Asteraceae) in China. *Chinese Journal of Ecology*, 29 (6): 1068 – 1074. [王瑞, 王印政, 万方浩, 2010. 外来入侵植物一年蓬在中国的时空扩散动态及其潜在分布区预测. 生态学杂志, 29(6): 1068 – 1074]

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York. 261 – 293.

(责任编辑: 袁德成)